

УДК 576.895.121 : 591.4

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПАРЕНХИМАТОЗНЫХ КЛЕТОК ХВОСТОВОГО ПРИДАТКА ЛИЧИНОК ГИМЕНОЛЕПИДИД

В. П. Никишин

Институт биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР, Магадан

Описана ультраструктура гликогенсодержащих клеток хвостового придатка личинок цестод рода *Aploparaksis*. Выявлено сходство этих клеток с элементами паренхимы стробилы цестод. Паренхиматозные клетки хвоста дифференцируются из клеток, ограничивающих первичную полость, и у сформированных цистицеркоидов частично или полностью дегенерируют.

Гистохимическими методами было показано, что в хвостовом придатке личинок гименолепидид накапливается значительное количество гликогена (Краснощеков, Бондаренко, 1976). Этому способствует своеобразное строение хвоста, тегумент которого, будучи наименее дифференцированным по сравнению с другими отделами цистицеркоидов (Краснощеков, Никишин, 1979), весьма интенсивно осуществляет активный транспорт в личинку целого ряда субстратов (Краснощеков, 1975). На основании этих данных, а также высокой активности фосфатаз и дегидрогеназ в хвостовом придатке (Moszon, 1973) было предположено, что его функциональное значение заключается в депонировании энергетических и пластических материалов, обеспечивающем стабилизацию питания личинки (Краснощеков, 1975). В настоящем исследовании изучена ультраструктурная морфология гликогенсодержащих элементов хвостового придатка у личинок гименолепидид — цистицеркоидов нескольких модификаций.

Скопления α - и β -частиц гликогена в паренхиматозных клетках хвоста отмечены Калеем (Caley, 1976) у 15-недельных цистицеркоидов *Moniezia expansa* (Anoplocephalata), однако автор ограничился лишь констатацией этого факта и не приводит его функциональной интерпретации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом нашего исследования послужили инвазионные цистицеркоиды 8 видов цестод рода *Aploparaksis* Clerk, 1903 (Hymenolepididae), относящиеся к 4 модификациям (см. таблицу). У *A. xetae*, *A. bulbocirrus* и *A. groenlandica* ультраструктура личинок исследована на ранних стадиях развития (первичной полости и удлинения), а у *A. bulbocirrus* — прослежена на протяжении всего периода их формирования от стадии первичной полости до стадии инвазионной зрелости цистицеркоида.

Исследуемых личинок извлекали из спонтанно или экспериментально инвазированных промежуточных хозяев — олигохет, фиксировали в 2%-ном глутаровом альдегиде на фосфатном буфере (pH 7.4) в течение 2—48 ч, отмывали в таком же буфере, постфиксировали в 1%-ном тетраоксиде осмия по Колфилду, обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации и заключали в смесь эпон-аралдит. Во время дегидратации образцы окрашивали 1%-ным уранил-ацетатом в 70%-ном спирте. Срезы контрастировали цитратом свинца и исследовали в электронном микроскопе УЭМБ-100К:

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее проведенное изучение ультраструктуры хвостового придатка (экзоцисты) диплоцист *A. polystictae* и *A. furcigera* показало сложную организацию этого отдела цистицеркоидов, в котором, помимо двух разновидностей цитонов тегумента, выявлены мышечные и малодифференцированные клетки (Никишин, Краснощеков, 1979). При исследовании хвостового придатка личинок других видов аплопараксов в строении тегумента и мышечной системы нами не обнаружено существенных видовых различий. Однако наряду с указанными выше выявлены клетки, морфология которых позволяет выделить их в особый тип. Эти клетки локализованы во внутренней части хвоста на границе клеточного пласта и центральной полости (рис. 1, *a—e*; см. вкл.). Они характеризуются уплощенной формой и многочисленными длинными цитоплазматическими отростками, как бы выстилающими центральную полость хвостового придатка. Размеры клеток широко варьируют, но, как правило, превышают размеры клеток других типов. Ядра относительно небольшие, овальные, оболочка их волнистая, с мелкими инвагинатами. Кариоплазма низкой электронной плотности, содержит небольшое нечеткое ядрышко и немногочисленные скопления хроматина, расположенные обычно вблизи ядерной оболочки. Массивное цитоплазматическое тело богато органеллами и включениями. У некоторых клеток периферические участки цитоплазмы просветлены и (по сравнению с эндоплазмой) содержат менее многочисленные органеллы. Митохондрии овальной или лентовидной форм, с многочисленными кристами, плотность их матрикса варьирует у разных видов от светлой до умеренной. Нередко наблюдаются скопления из 4—6 митохондрий. Гранулярная эндоплазматическая сеть (ГЭС) хорошо развита и организована в виде разветвленных нерасширенных канальцев. У *A. xetae* некоторые канальцы ГЭС расширены в цистерны со светлым содержанием. В большом количестве имеются свободные рибосомы. Комплекс Гольджи выявляется у большинства видов (за исключением *A. xetae*); на срезе клетки наблюдаются одна—две его зоны, образованные цистернами и пузырьками с содержимым низкой или средней электронной плотности. Весьма характерны для этих клеток более или менее обширные скопления α -частиц гликогена и многочисленные липидные капли, которые распределяются обычно по периферии тела клеток и в цитоплазматических отростках. Здесь же выявляются элементы гладкой эндоплазматической сети. Менее многочисленны овальные везикулы, в некоторых случаях кажущиеся пустыми, в других — содержащие мембранный материал в виде ламеллярных телец (рис. 1, *a*). Последние нередко наблюдаются непосредственно в цитоплазме. Некоторые из описываемых клеток имеют явные признаки деструкции: набухшие и просветленные ядра, конденсированный матрикс и расширенные кристы митохондрий, разреженную цитоплазму (рис. 1, *g*). Элементы Гольджи в таких клетках заполнены электронноплотным материалом. Дальнейшим этапом деструкции является разрушение клеточной мембраны, карио- и цитоплазмы и клеточных органелл. Гликоген в разрушающихся клетках либо совсем не наблюдается, либо присутствует в незначительном количестве.

Результаты исследования свидетельствуют о том, что одной из основных морфологических характеристик описываемых клеток является содержание гликогена в виде α -частиц. Согласно данным Ламсдена (Lumsden, 1966), α -частицы гликогена выявляются у половозрелых цестод *Lacistorhynchus tenuis* (Trypanorhyncha) в желточных клетках и (в наибольшем количестве) в паренхиматозных клетках медуллярной части члеников. Автор подчеркивает, что морфологические признаки клеток медуллярной паренхимы свидетельствуют о специализации этих клеток к синтезу и запасанию гликогена. Такими признаками являются многочисленные рибосомы и хорошо развитая эндоплазматическая сеть, крупные митохондрии, значительное количество липидных капель, немногочисленные зоны Гольджи. Аналогичные особенности отмечены и у описываемых нами клеток. Сходство в строении медуллярных паренхиматозных клеток у половозрелых цестод и гликогенсодержащих клеток в хвостовом придатке цистицеркоидов позволяет говорить об их идентичности. Функциональное значение паренхиматозных клеток хвоста цистицеркоидов заключается,

по-видимому, в резервировании питательных веществ, необходимых для нормального развития и выживания личинки в случае каких-либо неблагоприятных внешних воздействий на промежуточного хозяина.

По своей морфологии паренхиматозные клетки весьма сходны с клетками, ограничивающими первичную полость у личинок гименолепидид на ранних стадиях их развития (рис. 2, а, в), и с клетками, ограничивающими полость

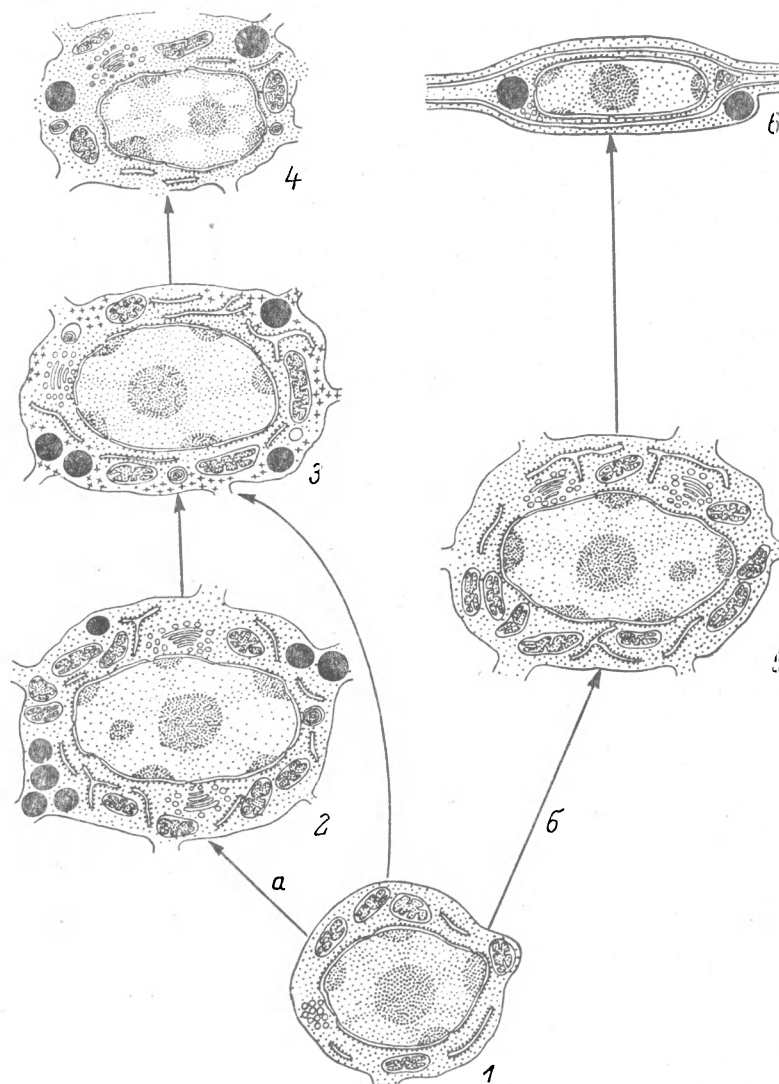


Рис. 3. Схема дифференцировки паренхиматозных клеток в хвостовом придатке (а) и стенке цисты (б) личинок рода *Aploparaksis*.

Клетки: 1 — крупная недифференцированная; 2 — ограничивающая первичную полость; 3 — гликоген-содержащая (типичная паренхиматозная); 4 — паренхиматозная в состоянии деструкции; 5 — ограничивающая полость цисты; 6 — миелиноподобного слоя.

цисты на стадии сколексогенеза. Калей (Caley, 1974) также называет их паренхиматозными и отмечает наличие в них α -частиц гликогена. У исследованных личинок на ранних стадиях развития мы не смогли идентифицировать частицы гликогена в этих клетках, что является единственным расхождением наших результатов и данных Калея. Лишь у *A. xetae* на стадии первичной полости в периферических участках подобных клеток нами наблюдались немногочисленные α -частицы гликогена (рис. 2, б).

Бондаренко (1978) показала, что на стадии удлинения личинки трех видов цестод рода *Aploparaksis* в результате пролиферации клеток ее переднего полюса

первичная полость смещается в зачаток хвостового придатка. Наши ультраструктурные исследования подтвердили это наблюдение. При этом клетки, ограничивающие первичную полость (паренхиматозные), также оказываются в зачатке хвоста. В процессе дальнейшего развития цистицеркоида вместе с ростом хвостового придатка увеличивается количество паренхиматозных клеток в нем, развивающихся из недифференцированных элементов (Никишин, 1981). Эти данные свидетельствуют о генетическом сходстве паренхиматозных клеток у личинок гименолепидид на ранних и завершающих стадиях их развития.

У цистицеркоидов рода *Aploparaksis* во многих паренхиматозных клетках хвостового придатка наблюдаются деструктивные изменения, в результате которых в цитоплазме происходит накопление липидных капель и ламеллярных телец. Не исключено, что именно деструкцией можно объяснить тот факт, что типичные паренхиматозные клетки со скоплениями гликогена не выявлены в хвосте некоторых исследованных личинок (см. таблицу).

Наличие гликогенсодержащих (паренхиматозных) клеток в хвостовом придатке цистицеркоидов рода *Aploparaksis*

Вид цестоды	Тип личинки	Наличие паренхиматозных клеток
<i>A. polystictae</i>	Типичная диплоциста	Не обнаружены
<i>A. furcigera</i>	Тот же	»
<i>A. groenlandica</i>	»	Имеются
<i>A. bulbocirrus</i>	»	»
<i>A. xemaе</i>	»	»
<i>A. filum</i>	Хвостатая диплоциста	Не обнаружены
<i>A. birulai</i>	Флоридерк	Имеются
<i>A. diagonalis</i>	Аутомицерк	Имеются с небольшим содержанием гликогена

Все изложенное выше позволяет рассматривать паренхиматозные клетки хвостового придатка как элементы, основные функции которых реализуются в процессе формирования цистицеркоида до достижения им зрелости. Такими функциями могут быть осуществление взаимосвязи различных клеточных элементов развивающейся личинки или участие в формировании первичной полости и полости цисты. Об этих возможностях свидетельствуют многочисленные длинные и узкие цитоплазматические отростки паренхиматозных клеток, как бы выстилающие упомянутые полости. При инвагинации сколекса и шейки в полость цисты ограничивающие ее клетки и отростки теряют свое цитоплазматическое содержимое, уплощаются и образуют миелоноподобный слой (рис. 2, г; 3), разделяющий ткани цисты и пристеночной части шейки и характерный для большинства типов личинок гименолепидид (Краснощеков, Никишин, 1979). Паренхиматозные клетки, ограничивающие первичную полость, вместе с последней смещаются в зачаток хвостового придатка и по достижении цистицеркоидом инвазионной зрелости большей частью или даже полностью дегенерируют. На определенных этапах онтогенеза и, возможно, в зависимости от экологических условий, в которых находится промежуточный хозяин, паренхиматозные клетки хвоста могут выступать в качестве гликогензапасяющих элементов.

Л и т е р а т у р а

- Б о н д а р е н к о С. К. Постэмбриональное развитие цестод рода *Aploparaksis* Clerk, 1903 (Hymenolepididae) с цистицеркоидом типа диплоцисты. — Паразитология, 1978, т. 12, вып. 4, с. 345—348.
- К р а с н о щ е к о в Г. П. О проницаемости покровов цистицеркоидов рода *Aploparaksis* Clerk, 1903. — В кн.: Паразитические организмы Северо-Восточной Азии. Владивосток, 1975, с. 269—275.
- К р а с н о щ е к о в Г. П., Б о н д а р е н к о С. К. Гистохимическое изучение цистицеркоидов рода *Aploparaksis* Clerk, 1903 (Hymenolepididae). — Паразитология, 1976, т. 10, вып. 1, с. 25—29.
- К р а с н о щ е к о в Г. П., Н и к и ш и н В. П. Ультраструктура защитных оболочек личинок цестод. — В кн.: Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М., Наука, 1979, с. 116—132.

- Н и к и ш и н В. П. Сравнительная морфология и дифференцировка покровных тканей и защитных оболочек гименолепидат в постэмбриональном развитии. — Автореф. канд. дис., М., 1981. 25 с.
- Н и к и ш и н В. П., К р а с н о щ е к о в Г. П. Ультраструктурная организация церкомера диплоцист *Aploparaksis polystictae* Schillei, 1955 и *Aploparaksis furcigera* (Rudolphi, 1819). — В кн.: Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М., Наука, 1979, с. 133—138.
- C a l e y J. The functional significance of scolex retraction and subsequent larva formation in the cysticercoid larva of *Hymenolepis microstoma*. — *Parasitology*, 1974, vol. 68, N 2, p. 207—227.
- C a l e y J. Ultrastructural studies of the cysticercoid of *Moniezia expansa* (Anoplocephalidae) with special reference to the development of the cyst. — *Z. Parasitenk.*, 1976, vol. 48, n. 34, p. 251—262.
- L u m s d e n R. D. Fine structure of the medullary parenchymal cells of a trypanorhynch cestode *Lacistorhynchus tenuis* (V. Beneden, 1858) with emphasis on specialization for glycogen metabolism. — *J. Parasitol.*, 1966, vol. 52, N 3, p. 417—427.
- М о с з о н Т. Histochemical studies on the enzymes of *Hymenolepis diminuta* (Rud., 1819) (Cestoda). II. Nonspecific and specific phosphatases in oncospheres and cysticercoids. — *Acta parasitol. pol.*, 1973, vol. 21, N 1, p. 99—106.

ULTRASTRUCTURE OF PARENCHYMATOUS CELLS OF THE CAUDAL APPENDAGE IN LARVAE OF HYMENOLEPIDIDS

V. P. Nikishin

S U M M A R Y

A description is given of ultrastructure of glycogencontaining cells found in the caudal appendage of metacestodes (in 5 species of 8 studied) of the genus *Aploparaksis* Clerk, 1903: typical diplocyst *A. groenlandica*, *A. bulbocirrus*, *A. xemae*, floricerus *A. birulae* and automicerus *A. diagonalis*; in typical diplocysts *A. furcigera*, *A. polystictae* and tailed diplocyst *A. filum* such cells were not found. These cells are differentiated from elements limiting the primary cavity and in mature cysticercoids degenerate.

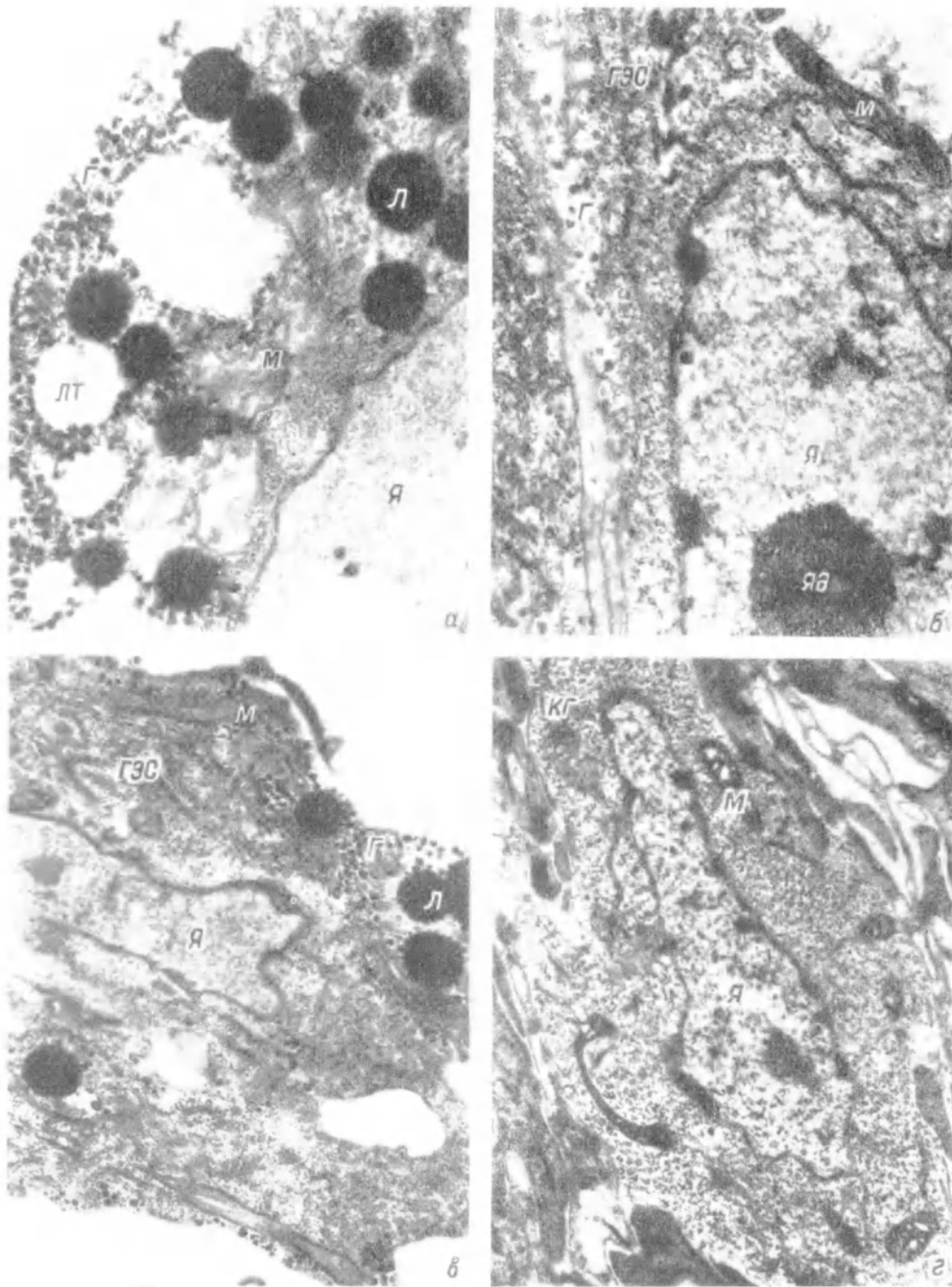


Рис. 1. Гликогенсодержащие (а—б) и разрушающиеся (в, г) паренхиматозные клетки хвостового придатка цистицеркоидов *A. setae* (а), *A. groenlandica* (б) и *A. diagonalis* (в, г). Увел.: а — 21 500, б — 16 500, в — 14 500, г — 14 000.

Г — α-частицы гликогена; ГЭС — гранулярная эндоплазматическая сеть; КГ — комплекс Гольджи; Л — липидные капли; ЛТ — ламеллярное тельце; М — митохондрии; ЦО — цитоплазматические отростки; Я — ядро; Яд — ядрышко.

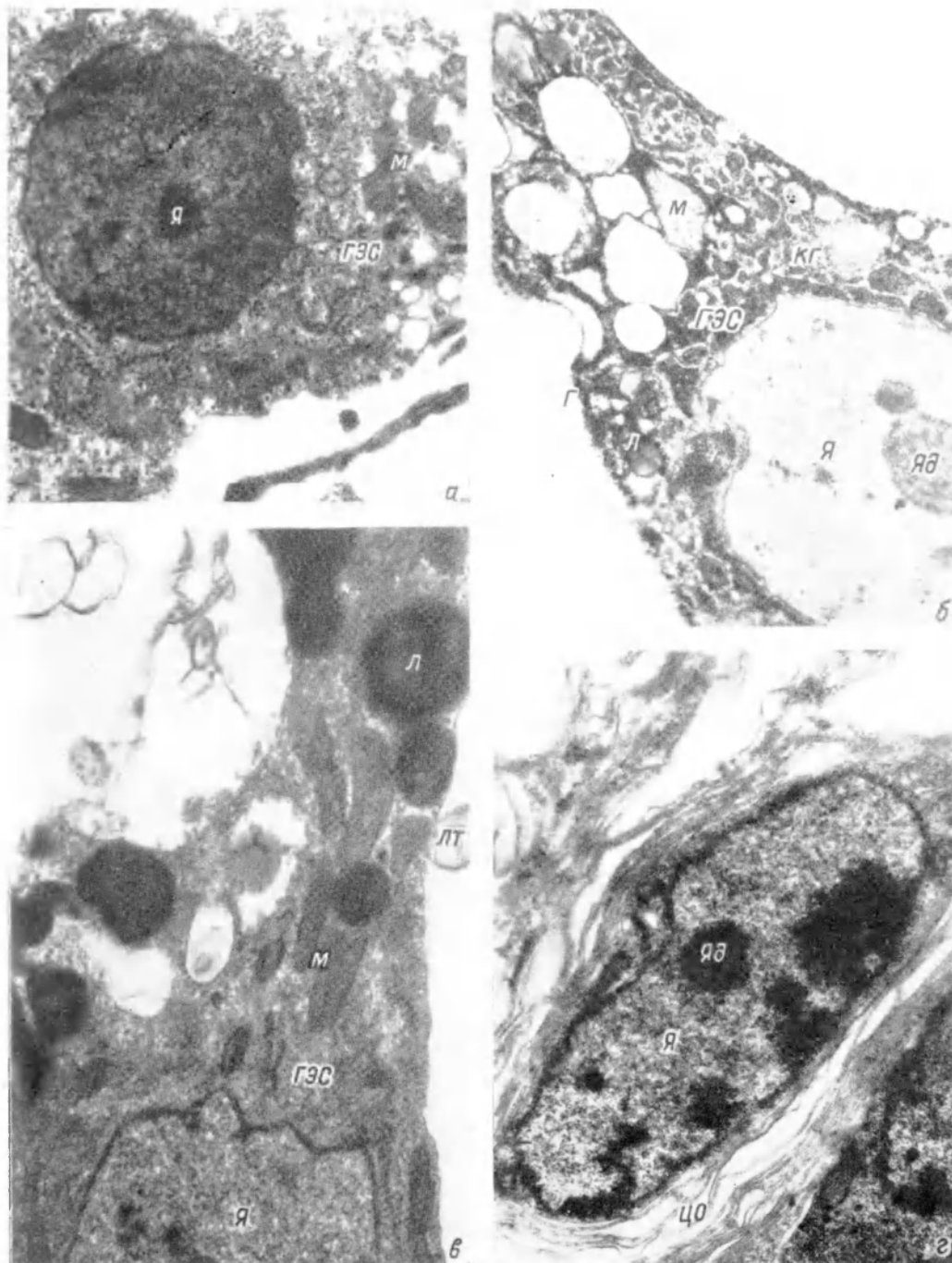


Рис. 2. Клетки, ограничивающие первичную полость (а—в) и полость цисты (г) личинок *A. bulbocirrus* (а), *A. xetae* (б) и *A. groenlandica* (в, г). Увел.: а — 12000, б — 13 000, в — 14 500, г — 12 000.